BIOTA COLOMBIANA

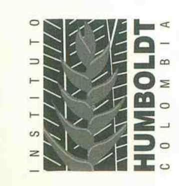
ISSN 0124-5376

Volumen 4 - Número 1, Junio de 2003

arque Nacional Natural Serranía de Chiribiquete, Amazonia-Provincia de la Guyana, Colombia ♦ Lista de los Mamíferos (Mammalia: Theria) del departamento de Antioc
olombia ♦ Los Isopodos marinos (Crustacea: Peracarida) del Caribe colombiano ♦ Poliquetos (Annelida: Polychaeta) del Mar Caribe colombiano ♦ Lista de los géner
species de la superfamilia Proctotrupoidea (Hymenoptera) de la región Neotropical ♦ Especies de *Lepanthes* (Orchidaceae) de Colombia ♦ Aves del Parque Nacional Nat
erranía de Chiribiquete, Amazonia-Provincia de la Guyana, Colombia ♦ Lista de los Mamíferos (Mammalia: Theria) del departamento de Antioquia, Colombia ♦ Los Isopo
arinos (Crustacea: Peracarida) del Caribe colombiano ♦ Poliquetos (Annelida: Polychaeta) del Mar Caribe colombiano ♦ Lista de los géneros y especies de la superfar
roctotrupoidea (Hymenoptera) de la región Neotropical ♦ Especies de *Lepanthes* (Orchidaceae) de Colombia ♦ Aves del Parque Nacional Natural Serranía de Chiribiqu

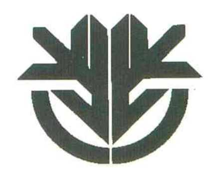


arque Nacional Natural Serranía de Chiribiquete, Amazonia-Provincia de la Guyana, Colombia ♦ Lista de los Mamíferos (Mammalia: Theria) del departamento de Antioc
olombia ♦ Los Isopodos marinos (Crustacea: Peracarida) del Caribe colombiano ♦ Poliquetos (Annelida: Polychaeta) del Mar Caribe colombiano ♦ Lista de los géner
species de la superfamilia Proctotrupoidea (Hymenoptera) de la región Neotropical ♦ Especies de *Lepanthes* (Orchidaceae) de Colombia ♦ Aves del Parque Nacional Nat
erranía de Chiribiquete, Amazonia-Provincia de la Guyana, Colombia ♦ Lista de los Mamíferos (Mammalia: Theria) del departamento de Antioquia, Colombia ♦ Los Isopo
arinos (Crustacea: Peracarida) del Caribe colombiano ♦ Poliquetos (Annelida: Polychaeta) del Mar Caribe colombiano ♦ Lista de los géneros y especies de la superfar
roctotrupoidea (Hymenoptera) de la región Neotropical ♦ Especies de *Lepanthes* (Orchidaceae) de Colombia ♦ Aves del Parque Nacional Natural Serranía de Chiribiqu







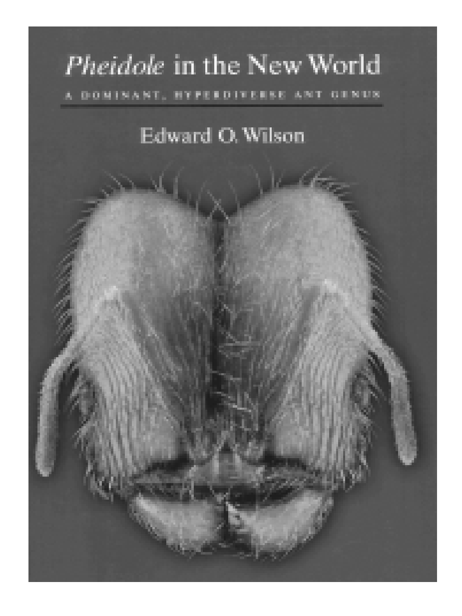


Las hormigas *Pheidole*: ¿Es la hiperdiversidad un fenómeno real o un artefacto?

Fernando Fernández C.

Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. *ffernández@humboldt.org.co*

Ha llegado a nuestras manos, aún con la tinta fresca, el último libro del biólogo de la Universidad de Harvard Edward O. Wilson, acerca de uno de los grupos más comunes de insectos, las hormigas del género *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). Estas hormigas se encuentran muy ampliamente distribuidas, especialmente en los trópicos, donde son uno de los elementos preponderantes en cualquier inventario local (Fowler 1994). Con centenares de especies, subespecies y a veces "razas" descritas caóticamente, este grupo era hasta hace poco la pesadilla de cualquiera que quisiese identificar las especies coleccionadas en campo, bien para inventario, bien para un estudio ecológico o para cualquier aspecto de biología y comportamiento.



El libro de Wilson no es solo una monografía que dilucida la compleja taxonomía de más de 600 especies para América, sino que de paso es una buena "excusa" para hablar del tema de la hiperdiversidad como fenómeno real o como un artefacto humano.

La sistemática del género

Pero examinemos primero el libro como monografía. En sus casi 800 páginas Wilson resuelve la taxonomía de un género complejo, proponiendo 624 especies para América (alrededor de 470 para México y el Neotrópico), con las consabidas sinonimias, nuevos estatus y la descripción de 337 nuevas especies. El género se divide en 19 especies grupo, las cuales se caracterizan brevemente antes de ofrecer claves para todas y cada una de estas agrupaciones. Estas claves están precedidas de una introducción al género, detalles de morfología de la casta de soldado y un glosario de términos anatómicos. Después de las más o menos 100 páginas de claves sigue el cuerpo principal del libro, esto es, el tratamiento de las especies. En principio cada especie ocupa una página, con unas pocas sobrepasando a dos páginas de contenido. Por cada especie hay dibujos de las castas soldado y obrera, en vistas laterales y cabeza en vista frontal, además de detalles adicionales de estructuras claves. Debajo de estos dibujos aparece información sobre el sitio donde están los tipos depositados, etimología, diagnosis de soldado y obrera, medidas de estas dos castas (ancho de la cabeza, largo de la cabeza y así), color, distribución y biología (si se conoce). Este modelo se utiliza repetidamente desde *Pheidole aberrans* Mayr del grupo *aberrans* (página 131) hasta *P. zoster* Wilson del grupo *tristis* (página 778).

El libro viene acompañado de un CD producido por Piotr Naskrecki y Sarah Ashworth, el cual incluye dibujos y/o fotografías de **todas** las especies del género descritas para América. El CD permite buscar cualquier taxón por nombre, autor, año, sitio de depósito de material tipo, casta, medidas o país. Si hacemos *click* en Colombia, por ejemplo, el CD nos arroja una lista de las 95 especies conocidas para este país. En cualquier caso, para cada especie podemos ver ilustraciones de soldado y obrera, además de fotografías de estas castas, y fotografías de las etiquetas. No en todos los casos hay fotografías, y en algunos pocos casos no se conocen las dos castas; sin embargo, por cada especie siempre existe algún tipo de ilustración e información que facilite al lector la confirmación de una identificación.

Tanto el libro como el CD son de alta calidad de edición. Los dibujos de Katherine Brown-Wing son adecuados y refuerzan eficazmente los caracteres diagnósticos, y las fotografías del CD son de alta calidad, revelando además el color de cada casta y especie en cuestión.

Las claves están diseñadas principalmente para soldados. Debido a que no siempre se capturan simultáneamente soldados y obreras, y en muchos casos sólo se tienen obreras, esto crea el problema de la identificación de especies cuando sólo se tienen obreras. Este es, de hecho, un problema típico en otras hormigas dimórficas o polimórficas (como *Camponotus* o *Carebara*) donde la identificación con sólo obreras (menores) es difícil o imposible, u hormigas monomórficas (como *Hypoponera* o muchas *Solenopsis*) donde la presencia de sexuados es indispensable para nombrar algunas especies. Sin embargo, el hecho de contar con ilustraciones y/o fotos de todas las especies, así como notas diagnósticas y medidas de algunas partes del cuerpo, puede permitir, a la larga, la identificación de especies con sólo obreras menores.

La unión de un libro y un CD con información complementaria para tratar monográficamente un grupo cualquiera es, en cierto modo, un ejemplo de lo que esperamos para los actuales retos de estudio de la diversidad biológica. El CD puede ofrecer información adicional, fotografías a color y listados exhaustivos de material examinado, contenidos que pueden aumentar el costo del libro impreso por el uso de color, o por el aumento del número de páginas con información adicional. También el CD puede usarse para colocar descripciones detalladas, mapas de distribución e ilustraciones adicionales. Ofrecer esta información además en Internet es un paso lógico, y taxónomos como Erwin (2000) están proponiendo combinar las publicaciones tradicionales con páginas Web especializadas para las descripciones y monografías de diferentes taxa. El uso de la Web puede permitir además las actualizaciones, correcciones y cualquier modificación a muy bajo costo. Cuando instituciones e investigadores le den más peso a las "publicaciones digitales", el proceso de publicación y difusión será enormemente más barato, rápido y asequible a todo el Mundo.

La hiperdiversidad

En el subtítulo del libro se usa la palabra "hiperdiverso" y Wilson acuña o ratifica este término en aplicación a aquellos géneros con altos números de especies, como el mismo *Pheidole* con algo más de 1500 especies en el Mundo. Se mencionan géneros como *Rhododendron* (+ 1200 especies) y *Erica* (+ 700) en plantas, y *Apion* (+ 1100), *Stenus* (+ 1200) y *Onthophagus* (+1500) en Coleoptera. Podríamos agregar *Agra* (Carabidae) que podría llegar a las 3000 especies según Erwin, o en Hymenoptera *Cerceris* (Crabronidae) con algo así como 1000 especies. Dentro de las propias hormigas el único género que podría rivalizar con *Pheidole* es *Camponotus*, con alrededor de 1000 especies descritas (Bolton 1995).

Wilson discute los orígenes de la hiperdiversidad, usando este término para aquellos taxa que razonablemente sean "extremadamente dominantes" o "superdominantes" con números de especies excepcionalmente altos. Naturalmente, es preciso anotar que hay varios factores que deben tenerse en cuenta al afrontar este problema. ¿Es el género o taxón monofilético? ¿Está razonablemente definido? Para muchos de los taxa descritos no hay evaluaciones de monofilia, por lo cual sus límites y número de especies pueden variar. Otro problema importante es la aplicación del concepto de especie. De entre los múltiples conceptos propuestos, algunos pueden gestar caracterizaciones "laxas" de especies, como entidades con variación, y otros pueden propender por especies más "estrictas", difiriendo muy poco de sus vecinas. En otras palabras, donde un investigador puede proponer una sola especie muy variable morfológica y geográficamente, otro puede dividir ésta especie en un conjunto de especies. Algo de la vieja confrontación entre "*lumping*" y "*splitting*". A todo esto debemos añadir el interesante problema de la creación de *especies parafiléticas*, cuando se describen especies sin un contexto filogenético.

Para el caso de *Pheidole*, Wilson (2003) admite que este género pueda, eventualmente, dividirse en varios géneros en el futuro. En mi opinión, no hay temor a que esto pueda suceder. *Pheidole* es un género compacto, muy uniforme, y a pesar del número tan grande de especies la apabullante mayoría de éstas guardan homogeneidad en sus rasgos genéricos. Lo mismo podemos decir de *Camponotus*, donde incluso el género puede hacerse más grande en número de especies al incluir como sinónimo *Polyrhachis*, *Solenopsis* o *Crematogaster*. Atreviéndonos a admitir, por ahora, la monofilia de *Pheidole* (cosa que, por supuesto, debe comprobarse en estudios filogéneticos dentro de Pheidolini), podemos admitir con Wilson que taxones hiperdiversos existen en la naturaleza.

Lo que conocemos sobre la evolución de *Pheidole* sugiere que este género surgió hacia mediados del terciario (*Pheidole tertiaria* se conoce del Oligoceno temprano de Colorado, EEUU). Desde entonces parece haber sufrido una radiación

adaptativa que le ha llevado a altos números de especies y una presencia cosmopolita. Wilson discute algunos ejemplos de adaptaciones en este grupo en explotación de variados sustratos y nichos, como la hojarasca o las copas de los árboles, las myrmecófitas, las arenícolas y así. Luego entonces, ¿porque este grupo es tan diverso?

Al enfrentar el problema que explica los altos niveles de diversidad en algunos grupos, Wilson (2003:14) propone que "*dominance in biodiversity, including the extreme species richness ranked as hyperdiversity, is attained by a fortunate combination of small size, right demographic factors, preemption during colonization and subsequent incumbency, and a suite of key adaptations potent in opening new niches or excluding competitors*". El autor discute esta definición a la luz de algunos acercamientos empíricos expuestos en la literatura, así como su amplia experiencia en el tema de la diversidad biológica. Como toda propuesta en ciencia, está sujeta a controversia y probablemente existan más puntos de vista sobre la hiperdiversidad.

En resumen, se trata de una monografía obviamente bienvenida para los myrmecólogos, entomólogos y en general entusiastas de los insectos, amén de quienes de una u otra forma usen las hormigas en sus estudios de biología, ecología y comportamiento. El CD es una nueva, atractiva y prometedora herramienta para acelerar la identificación de especies. Es un ejemplo a seguir (en la medida de los recursos de cada investigador) para los innumerables grupos de artrópodos que aguardan ser monografiados.

En mi uso propio de las claves del libro debo advertir que los pasos se deben seguir cuidadosamente, pues puede ser fácil irse por el camino equivocado. Hay que tener en cuenta las propias alertas del autor sobre las especies con las cuales se puede confundir el o los ejemplares bajo nuestro escrutinio. Para la calidad del libro y CD el costo del libro es razonable, aunque este costo, sumado al inevitable alto costo de correo aéreo, puede colocar el libro un tanto fuera del alcance de muchos estudiantes latinoamericanos.

The* Pheidole *ants: Is the hyperdiversity concept a real phenomenon or an artifact?

Fernando Fernández C

While still hot off the presses, we got the most recent book by the renowned Harvard professor Edward O. Wilson, which deals with one of the most common groups of all the insects, the Pheidole *ants (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). These group of ants, widely distributed —especially in the tropics—, is one of the predominant elements in any local faunal inventory (Fowler 1994). With hundreds of species, subspecies and even "races" that are often described chaotically, this taxon was, until recent, a nightmare for anyone daring to identify species collected in the field, either for inventory purposes or to study their ecology or any other aspects of their biology and behavior.*

Wilson's book s is not only a monographic work that disentangles the taxonomic complexity of the more than 600 species that occur in the Americas, but incidentally also serves as an "excuse" to discuss the issue of whether the hyperdivesty concept encompass a real phenomenon or an human artifact.

Systematics of the genus

Lets first examine the book from the standpoint of a monograph. Throughout its near 800 pages, Wilson proposes a taxonomic solution for this complex genus, and recommends the establishment of 624 species for America (around 470 for Mexico and the Neotropics), of course after considering the synonyms, new statuses and the description of 337 new species. The genus is divided into19 groups of species, each of which is briefly characterized before its delineation through taxonomic keys. The keys are preceded by an introductory synthesis of the genus that contains explanatory

details on the morphology of the soldier castes and a concise glossary of anatomical terms. The actual body of the book follows the 100 or so pages that bear the taxonomic keys, and comprises a treatment of species by species. Overall, each species is treated in a single page and in few cases more than two pages. For every species, ink drawings depict the habitus of both the worker and soldier castes depict in lateral views; there are also diagrams of the head in frontal view, and often, further details of additional key structures. Below these drawings, there is information on where the type specimen was deposited, the etymology of the species name, diagnosis of both soldiers and workers, measurements of the castes (head width, head length and so forth), coloration, geographical distribution and biology (if known). This layout scheme is consistent throughout the book, from Pheidole aberrans *Mayr of the group* aberrans *(page131) to* P. zoster *Wilson of the group* tristis *(page 778).*

The book comes along with a CD that was produced by Piotr Naskrecki and Sarah Ashworth, a remarkable addition that includes drawings and/or photographs of ***all*** *species of the genus that have been described so far in America. The CD allows to search every taxon by name, author, year, museum where the type material was deposited, caste, measurements and/or country. If we happen to click Colombia, for instance, the CD retrieves a list of the 95 species known for this country. In any case, for each species we can pop up illustrations of soldiers and workers, photographs of these and even collection labels. In few cases there are no pictures available for a species, and rarely the two castes have not been fully documented; nonetheless, for each species there will always be some kind of illustration or information available to assists the user in the progress of confirming a species identification.*

The edition of both the book and the CD are of high quality. The drawings made by Katherine Brown-Wing are adequate and they certainly reinforce the diagnostic characters for each species; likewise the pictures included in the CD are of high quality and accurately reveal the coloration of each cast and species.

The keys were mostly designed for specimens of the soldier caste. Due to the fact that not always workers and soldiers are available, the identification usage of the book is limited to when soldiers are available. This is, in fact, a common problem that myrmecologists face when identifying dimorphic and polymorphic species (such as *Camponotus* and *Carebara*) whose morphological determination based on minor workers could be extremely difficult, not to say impossible. Similar is the case with some monomorphic species in which the sexual forms are required for proper identification. Nonetheless, the availability of illustrations and/or pictures for every species, along with the diagnostic notes and measurements of certain body parts, could in the long run allow species identification when only minor workers are available.

The merger of a book and a CD, both containing complementary information pursuing the treatment of any taxonomic group, is, in a way, an exemplarity of what we expect to become the rule in facing the current challenges of the study of the biological diversity. The CD format can afford to offer additional information, color photographs, exhaustive lists of the material surveyed, etc, thereby permitting the inclusion of contents that would otherwise elevate the expenses of a fully printed version to unviable commercial prices. The CD can also serve as a platform for detailed descriptions, distribution maps and additional illustrations. Furthermore, the release of this information in a Web format would be the next logical step. In fact, several authors such as Erwin (2000) propose to replace the traditional publication schemes of species descriptions and monographic works with web based interfaces. Web publications would certainly allow the actualization, correction and subsequent modification of any type of information at extremely low prices. When this ideal situation becomes real by the action of institutions and investigators engaged in taxonomic research, the publication and diffusion processes will be much more cheaper, faster and accessible to the entire scientific community and general public worldwide.

The hyperdivesity

The word "hyperdivesity" is first glanced in the title of the book. Wilson comforts this term as the definition of genera with elevated number of species, such as the case with Pheidole*, which contains more than 1500 species worldwide. Among other hyperdiverse genera are worth mentioning the plant genera* Rhododendron *(+ 1200 especies) and* Erica *(+ 700) and the beetle genera* Apion *(+ 1100),* Stenus *(+ 1200) and* Onthophagus *(+1500). We could also add to the list the genus* Agra (Carabidae) *that contains near 3000 species according to Erwin, or in the case of hymenopterans, the genus* Cerceris *(Crabronidae), which contains about 1000 species. Within the ants the only other genera comparable to* Pheidole *is* Camponotus*, which encompass near 1000 described species (Bolton 1995).*

Wilson discusses the origins of hyperdiversity and restricts the use of the term to those taxa that are "reasonably dominant" or "superdominat" with exceptionally elevated numbers of species. Naturally, it is important to emphasize that several factors should be kept in mind when addressing this issue: Is the genus or taxon monophyletic? Is it reasonably well defined? In fact, many taxonomic groups lack a fair evaluation of their monophyletic nature, hence their limits and therefore the number of species that they contain may change as taxonomic progress is made. An additional important issue to consider is the application of the species concept. Among the numerous definitions of species concept definitions proposed so far, some authors might apply "loose' characterizations of entities with significant intraespecific variation whereas some others might propose rather "strict" definitions of entities with little variation and slight divergences from to their close relatives. In other words, a researcher could propose the existence of a single species with significant geographic and morphological variation, whereas another researcher could rather divide the group into various, closely related species. This problem constitutes the long-standing controversy between the "lumping" and "splitting" approaches. To this, we could also add the remarkable problem of the description of paraphyletic species in the lack of a proper phylogenetic context.

In the case of Pheidole*, Wilson (2003) admits that this genus might eventually be split into various subgenera. In my opinion, there is no risk for such contingency.* Pheidole *is a compact genus, very uniform and despite its overwhelming number of species, most of these are very homogeneous in their generic characters. The same could be argued with respect to* Camponotus*, a special case in which the genus could dramatically increase in number of species given the eventuality of including the genera* Polyrhachis*,* Solenopsis *or* Crematogaster *as synonyms. Hence, by admitting the monophyletic status of* Pheidole *(which surely should be confirmed by phylogeneitic studies of Pheidolini) we can agree with Wilson in that hyperdiverse taxa are real entities that actually exist in nature.*

What we do know about Pheidole *evolution suggests that the genus originated around the middle tertiary (*Pheidole tertiaria *is known from early Oligocene deposits from Colorado, EEUU). Since then, the group seems to have undergone an adaptive radiation that led to the conformation of an elevated number of species and the configuration of a cosmopolitan distribution. Wilson addresses some of the examples of adaptations to exploit various substrates and niches, such as the leaflitter and the tree canopy, the myrmecophytes and sand dwelling habits, and so on. Then, why is this group so diverse?*

In attempting to answer this question, Wilson (2003:14) states that "dominance in biodiversity, including the extreme species richness ranked as hyperdiversity, is attained by a fortunate combination of small size, right demographic factors, preemption during colonization and subsequent incumbency, and a suite of key adaptations potent in opening new niches or excluding competitors". He explores this hypothesis under the light of empiric approaches available in the ant literature as well as with his wealthy experience in the study of biodiversity. As any other scientific proposal, these hypotheses are subject to controversy.

In summary, this work represents a monograph that is of course opportune for myrmecologists, entomologists, and the general enthusiasts of insects as well as those that somehow use ants in studies of behavior, ecology and biology. The CD is a new, appealing and promising tool that can indubitably speed up the process of species' identification. Is an example to follow (in accordance to the resources available to each researcher) for the innumerable number of groups of arthropods that await to be studied thoroughly from a taxonomic perspective.

By my own experience using the keys, I shall point out that special attention should be paid in not taking the wrong path. The warrants made by the author on similar, easily confounded species should be minded. Relative to the quality of both the book and the CD, the price of this piece of work is reasonable, although its amount, plus the commonly elevated airmail rates, might set this work unaffordable to many Latin American students.

Agradecimientos /*Aknowledgements*

Al Dr. Edward O. Wilson (Universidad de Harvard) quien muy amablemente envió un ejemplar del libro y CD al autor de esta reseña.

To Dr. Edward O. Wilson (Harvard University) who kindly sent an exemplar of the book and the CD to the author of this review.

Literatura Citada / *Literature Cited*

Bolton B. (1995) *A New General Catalogue of the Ants of the World* Harvard University Press, 504 pp.

Erwin T.L. (2000) A New Genus and Species of Lachnophorini and Two New Species of Lebiini from Costa Rica (Coleoptera: Carabidae) *The Coleopterists Bulletin* 54(3):279-283

Fowler H.G. (1994) Relative representation of *Pheidole* (Hyemnoptera: Formicidae) in local ground ant assemblages of the Americas *An. Biol*. 19:29-37

Wilson E.O. (2003) Pheidole *in the New World: A dominant, hyperdiverse ant genus* Harvard University Press, Cambridge, 794 pp. + CD, ISBN 0-674-00293-8, US $ 125.00

Biota Colombiana Vol. 4 (1), 2003

Una publicación del / *A publication of:* Instituto Alexander von Humboldt

En asocio con / *In collaboration with:*
Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia
Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras - Invemar
Missouri Botanical Garden

